Rev. Écol. Biol. Sol, 1975, **12** (1): 115-139.

Étude comparative de l'activité biologique des sols sous peuplements arbustifs et herbacés de la garrigue méditerranéenne

I. — Minéralisation du carbone et de l'azote

PAR

G. BILLÈS, J. CORTEZ, P. LOSSAINT
avec la collaboration de F. LAFONT et J. PRIOTON

C.E.P.E. L. Emberger, Dépt. Ecologie du Sol, C.N.R.S.
B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex et Programme Français du PBI

INTRODUCTION

Dans une précédente étude sur l'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens, nous avons comparé deux sols calcaires ; un sol rouge méditerranéen brunifié et une rendzine forestière, situés sous un même couvert végétal, une forêt de *Quercus ilex*. Les observations et résultats obtenus (G. BILLÈS, J. CORTEZ, P. LOSSAINT, 1971), nous ont permis de mettre en évidence l'importance des facteurs sol et pédoclimat sur les activités de la microflore tellurique.

Ces recherches ont été poursuivies en étendant le domaine de nos investigations vers l'étude du facteur plante. Dans ce but, notre choix s'est porté sur le sol rouge méditerranéen d'une séquence de dégradation du chêne vert qui comprend : des taillis de *Quercus ilex*, une brousse à *Quercus coccifera* et une pelouse à *Brachypodium ramosum*, formations très largement représentées dans les garrigues du Sud de la France.

Les quelques travaux effectués sur l'activité biologique de ces sols (CALLEJA, 1969) ont surtout apporté des renseignements sur la minéralisation de l'azote et du carbone d'échantillons de sols incubés au laboratoire. Nos observations ont porté plus particulièrement sur l'étude des variations de

l'activité de la microflore *in situ*. Dans ce but nous avons mesuré mensuellement et durant deux années consécutives : le dégagement de CO_2 du sol, les taux d'azote minéral et plusieurs activités enzymatiques.

Dans ce premier article, nous traiterons des deux premiers aspects du problème.

Nous ne redonnerons pas ici les motivations de ces recherches qui se situent dans une étude d'ensemble visant à connaître le fonctionnement des écosystèmes méditerranéens, notamment sur le plan des cycles minéraux et organiques.

En ce qui concerne la bibliographie sur le sujet traité, les lecteurs sont priés de se référer aux articles antérieurs (BILLÈS et al., 1971 a et b).

LE SITE EXPÉRIMENTAL

Les observations ont été effectuées en 1970 et 1971 dans le massif de la Gardiole, un karst jurassique situé en bordure du littoral méditerranéen, à environ 20 km au SW de Montpellier et étudié sur le plan de la végétation par J. KORNAS en 1959.

Le climat régional est du type méditerranéen subhumide avec les caractères suivants : température moyenne annuelle 14° 4 ; moyenne des minimums du mois le plus froid (février) : + 1° 08 ; moyenne des maximums du mois le plus chaud (juillet) : + 31° 4 ; nombre de jours de gelée : 40 ; précipitations moyennes annuelles : 770 mm avec de fortes variations selon les années ; formule pluviométrique : A.P.H.E. ; les courbes d'évapotranspiration montrent un fort déficit hydrique en été.

La station permanente, d'une surface de 2 800 m², se trouve à l'altitude de 220 m.

Trois types de végétation se partagent la surface expérimentale (photos 1 et 2) (*).

a) Un taillis de 3-4 m de hauteur de *Quercus ilex*, d'une trentaine d'années, couverture 100 %, appartenant au *Quercetum illicis galloprovinciale* et dont le sous-bois comporte des espèces caractéristiques telles *Pistacea lentiscus, Lonicera implexa, Phillyrea angustifolia, Asparagus acutifolius*, etc.

b) Une formation ligneuse basse à *Quercus coccifera* et *Cistus albidus (Cocciferetum brachypodietosum)*, couverture 100 %, à *Rubia peregrina, Smilax aspera*, etc.

c) une pelouse à *Brachypodium ramosum* et *Thymus vulgaris* (degré de couverture : environ 70 %).

L'analyse chimique des sols de ces trois groupements est donnée dans le tableau I.

Les sols du type rouge méditerranéen (sols fersiallitiques) se sont développés sur les calcaires compacts du Kimmeridgien. Il s'agit de sols à faciès ruptique (discontinus), peu épais, extrêmement caillouteux, la roche affleurante représentant en moyenne 30 % de la surface.

Les propriétés générales des trois profils sont très proches, à savoir : nature argilo-limoneuse de la terre fine ; teneur en matière organique : 8-12 % en surface ;

* Les relevés floristiques complets ont été effectués par H. BRISSE. Nous l'en remercions vivement.

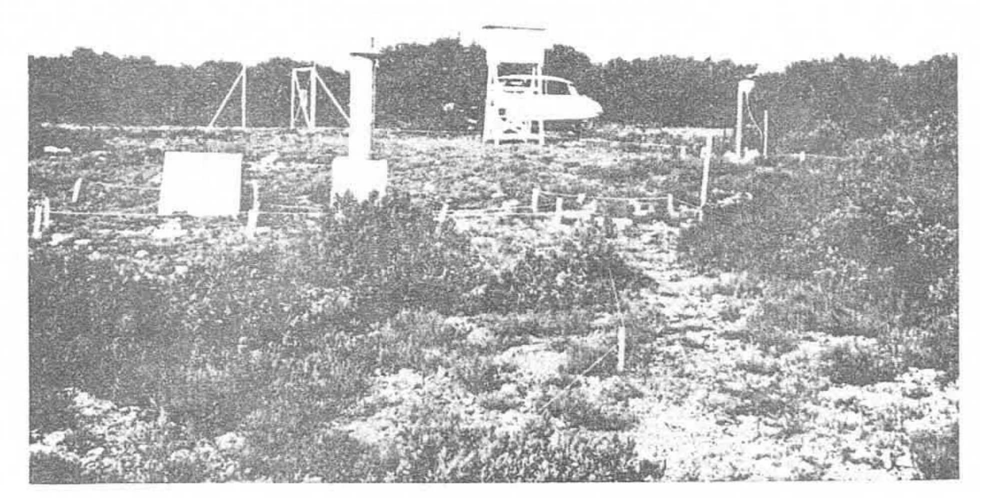


PHOTO 1. — Vue sur la station de la garrigue de la Gardiole.

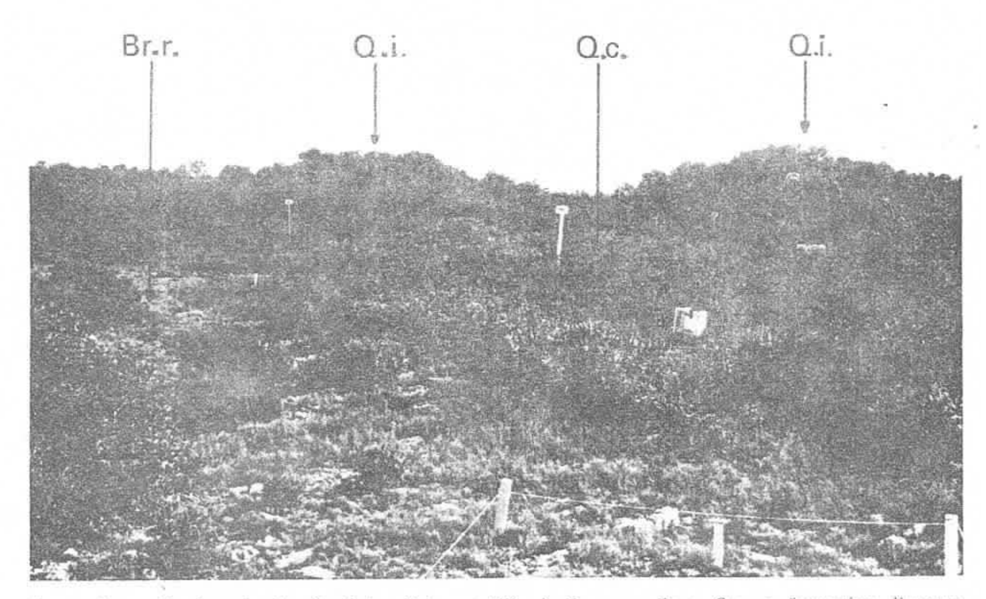


PHOTO 2. — Station de la Gardiole. Q.i. : taillis à *Quercus ilex* ; Q.c. : formation ligneuse basse à *Quercus coccifera* et *Cistus albidus* ; Br. r. : pelouse à *Brachypodium ramosum* et *Thymus vulgaris*.

TABLEAU I

Analyse physico-chimique des sols

A. Pelouse à *Brachypodium ramosum*
B. Formation à *Quercus coccifera*
C. Taillis de *Quercus ilex*

Granulométrie et matière organique :

Couvert végétal	Prof. cm	Arg.	Lim.	Sable fin	S. gr.	M.O. % C × 1,72	C %	N %	C/N
A	0-10	53,0	31,4	6,9	0,9	8,12	4,72	0,45	10,5
	10-30	53,7	31,6	7,6	1,0	5,48	3,19	0,33	9,6
B	0-10	41,8	45,6	6,3	1,4	12,45	7,24	0,59	12,3
	10-30	37,6	42,0	7,6	6,7	9,59	5,58	0,44	12,7
C	0-10	50,9	35,2	6,5	0,9	9,85	5,73	0,47	12,2
	10-30	58,2	33,6	6,8	0,9	4,86	2,83	0,27	10,5

Analyse chimique :

Couvert végétal	Prof. cm	pH		Ca (1)	Mg (1)	K (1)	Na (1)	T méq.	$CaCO_3$ tot. %	$CaCO_3$ actif %
		eau	KCl							
A	0-10	7,6	7,0	34,8	1,74	1,88	0,19	29,37	1,40	1,20
	10-30	7,7	7,1	32,6	1,23	1,07	0,20	28,36	1,20	1,20
B	0-10	7,7	7,1	49,1	2,68	2,16	0,19	39,26	2,20	1,50
	10-30	7,8	7,1	47,4	1,29	1,40	0,30	31,49	8,50	2,30
C	0-10	7,3	6,6	36,5	2,16	1,96	0,21	32,29	1,25	0,50
	10-30	7,6	6,8	29,8	1,06	1,00	0,21	28,18	1,02	0,70

(1) En milliéquivalents pour 100 g de terre sèche.

Teneur en eau % T.S. des sols aux pF 2,7 ; 3 ; 4,2.

Couvert végétal	Prof. cm	Humidité		
		pF 2,7	pF 3	pF 4,2
A	0-10	36,54	33,24	20,79
	10-30	30,97	28,37	19,11
B	0-10	41,71	38,69	24,03
	10-30	37,75	34,68	21,44
C	0-10	31,20	30,30	19,90
	10-30	29,70	27,20	18,30

C/N : 10-12 ; pH (eau) : 7,3-7,7 ; capacité d'échange : 30 méq. ; $CaCO_3$: environ 2 %.

L'analyse microbiologique (tabl. II) effectuée en novembre 1969 sur les deux sites extrêmes (Q. ilex et pelouse) selon les techniques de Pochon et Tardieux (1962) révèle une microflore abondante dans l'ensemble, mais légèrement plus riche sous la pelouse. Ainsi, les nitrificateurs et dénitrificateurs, ainsi que les cellulolytiques sont mieux représentés sous le Brachypode rameux. Pour les autres groupes bactériens, les nombres de microorganismes sont très proches dans les deux sols.

TABLEAU II

Densités microbiennes de divers groupes bactériens
Les résultats sont exprimés en nombre de germes par gramme de terre séchée à 105° C (T.S.) et par gramme de carbone total du sol (C. total)

Couvert végétal	*Quercus Ilex*		*Brachypodium ramosum*	
	nombre de g de T.S.	germes par g de C tot.	nombre de g de T.S.	germes par g de C tot.
Microflore totale (7 j.)	75×10^6	130×10^7	950×10^6	2010×10^7
Fixateurs de N en aérobiose (15 j.)	4500×10^3	783×10^5	2500×10^3	530×10^5
Fixateurs de N en anaérobiose (15 j.)	250	4350	250	5300
Protéolytiques (22 j.)	200×10^3	348×10^4	250×10^3	530×10^4
Ammonificateurs (7 j.)	250×10^4	435×10^5	250×10^4	530×10^4
Germes nitreux (15 j.)	250	4350	450	9540
Germes nitriques (7 j.)	$9,5 \times 10^4$	165×10^4	950×10^4	2014×10^5
Dénitrificateurs (15 j.)	20×10^3	348×10^3	40×10^3	8480×10^3
Cellulolytiques en aérobiose (22 j.)	46×10^2	783×10^2	95×10^2	2014×10^2
Cellulolytiques en anaérobiose (22 j.)	750×10^3	1305×10^4	950×10^3	2014×10^4
Amylolytiques (22 j.)	30×10^6	522×10^6	$9,5 \times 10^6$	201×10^6

Le régime thermique dans les sols pour les deux années de mesures est indiqué sur le tableau III et la figure 1 A. Ils font apparaître les différences entre les deux groupements extrêmes.

On voit en particulier sur le tableau : que la température à 5 cm de profondeur atteint des valeurs très élevées dans la pelouse (max. observé : 42° C) par rapport au taillis (19° C) ; que l'écart des températures moyennes hebdomadaires est très élevée dans la pelouse (43,6° C) par rapport au taillis (25,1, 24,3° C), la différence entre les deux groupements (18°) venant essentiellement, non pas des basses, mais des hautes températures.

Le régime hydrique des sols a été suivi par des mesures hebdomadaires à l'aide de la méthode conductimétrique de BOUYOUCOS (voir ETTEHAD et al., 1973). Les courbes de pF de la figure 1 B montrent un excellent parallélisme entre les deux groupements et illustrent la vitesse de dessication plus rapide du sol sous pelouse par rapport au sol sous couvert du chêne vert. Il est possible de calculer grossiè-

rement le nombre de jours où le pF du sol est égal ou supérieur à 3,5 ou 4,2. Les chiffres s'établissent ainsi pour la période de deux ans :

	Pelouse	*Taillis*
pF ⩾ 3,5	336 jours	174 jours
pF ⩾ 4,2	171 jours	96 jours

TABLEAU III

Régime thermique (°C) à 5 cm de profondeur dans les deux groupements végétaux (n. m. = non mesuré)

	1970		1971	
	Pelouse	Taillis	Pelouse	Taillis
Max. absolu observé	42,0	n.m.	38,5	19,0
Min. absolu observé	—9,0	—6,5	—10	—8,0
Temp. moy. hebd. max.	36,8	20,3	36,1	18,16
Temp. moy. hebd. min.	—6,8	—4,8	—7,3	—6,2
Temp. moy. mensuelle du mois le plus chaud				
Max.	33,8	n.m.	31,8	18,6
Min.	15,8	n.m.	15,7	14,9
Temp. moy. mensuelle du mois le plus froid				
Max.	2,0	0,2	1,4	0,4
Min.	—2,8	—1,0	—3,3	—2,1

MINÉRALISATION DU CARBONE

A. Mesures in situ.

1. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL.

Le matériel utilisé est le même que celui qui nous a permis de mesurer la respiration des sols sous deux forêts de *Quercus ilex* (BILLÈS et al., 1971). Il se compose essentiellement de cylindres enfoncés à demeure dans le sol et d'un ensemble portable permettant la capture et le dosage de CO_2 dégagé (BILLÈS, 1971).

La pelouse à Brachypode rameux est équipée de quatre de ces cylindres : deux d'entre eux sont placés dans les zones où ces graminées sont les plus denses. De ce fait, la surface du sol circonscrite par ces cylindres est entièrement recouverte de brachypode. Les deux autres emplacements par contre, sont situés sur le sol nu exempt de végétation. Cette disposition particulière

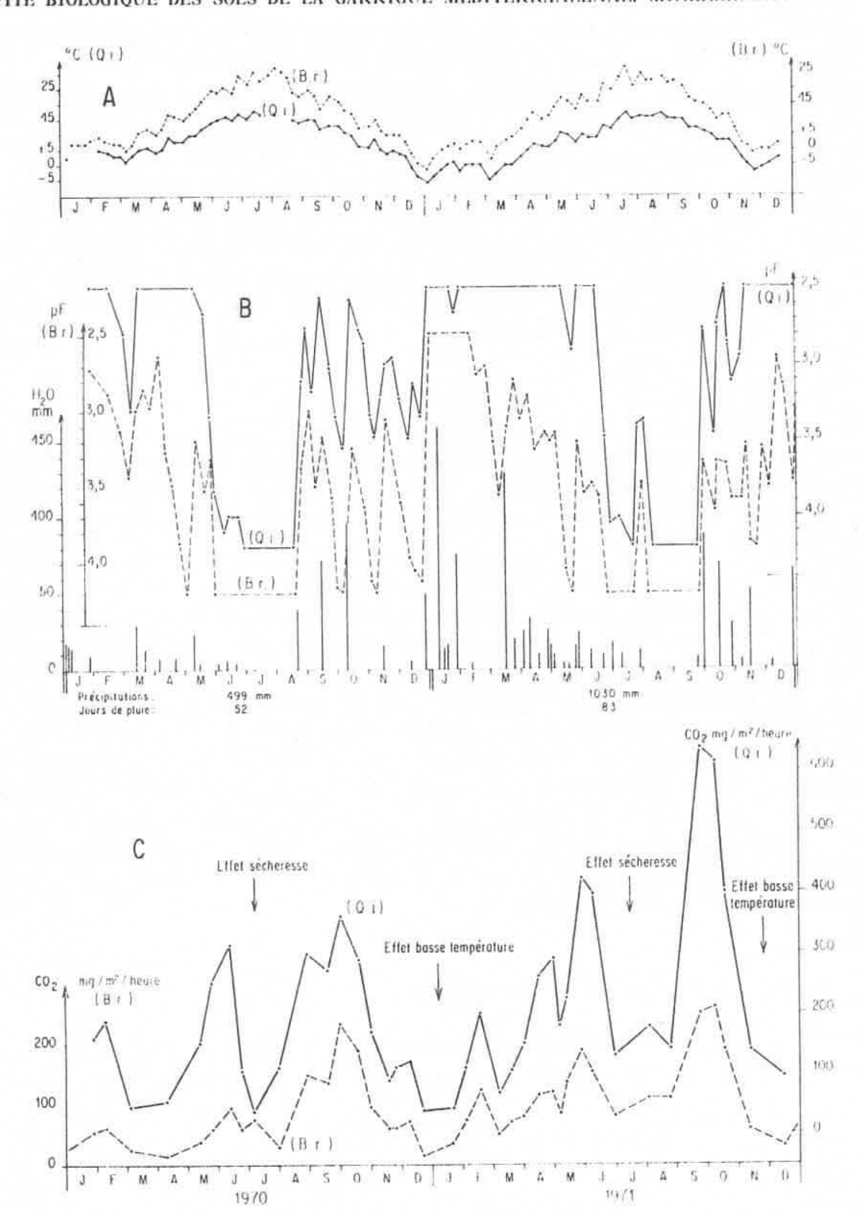


FIG. 1. — A) Température moyenne hebdomadaire du sol à — 10 cm.
— B) Pluviométrie de la station de la Gardiole. Humidité du sol, mesures hebdomadaires.
— C) Dégagement de CO_2 in situ d'un sol rouge méditerranéen. Les résultats expriment, en mg/m²/heure, la moyenne arithmétique de trois mesures sous chaque couvert végétal.
Q.i. = Quercus ilex.
B.r. = Brachypodium ramosum.
N.B. Nous ne donnons pas ici les valeurs relevées sous *Q. coccifera* pour ne pas surcharger les dessins. Les chiffres sont dans l'ensemble intermédiaires entre les deux formations extrêmes.

a pour but d'essayer de mettre en évidence par comparaison entre les différents cylindres l'influence de la rhizosphère sur la respiration du sol.

Le chêne vert est réparti dans la station en trois taillis homogènes. Chacun d'eux est muni d'un cylindre. S'ils sont tous les trois situés sous le couvert à 2 m du bord, deux sont sur la face nord des taillis, le troisième est placé sur la face sud. Le sol d'un des deux cylindres est, depuis le mois de mars 1971, débarrassé de sa litière. Depuis cette date un dispositif est en place pour empêcher tout apport de litière fraîche. Nous pensons ainsi, grâce à cette combinaison des trois zones de prélèvement, montrer l'influence du micro-climat créé sous les taillis et l'importance de l'effet litière sur le dégagement du CO_2 du sol.

2) RÉSULTATS.

Sur le graphique n° 1 C les résultats, exprimés en mg de CO_2 dégagé par m² et par heure, représentent la moyenne arithmétique des valeurs obtenues dans les différents cylindres placés dans la station : deux pour la strate arbustive, deux pour la strate herbacée. La variabilité spatiale de ces mesures est de l'ordre de 20 %.

On remarque tout d'abord un fort parallélisme entre les deux courbes qui montre l'influence prépondérante du pédoclimat sur l'activité biologique des sols en un même lieu. Le dégagement minimum du CO_2 correspond aux mois les plus froids de l'année : décembre et janvier ; sa valeur se situe aux environs de 90 mg/m²/h pour le chêne vert et aux environs de 15 mg/m²/h pour le brachypode rameux. Les dégagements les plus importants peuvent atteindre, durant la période s'étalant du mois de mai au mois d'octobre, des valeurs égales à 650 mg de CO_2 par m² et par heure pour le chêne vert et à 210 mg/m²/h pour le brachypode rameux. Pendant cette époque d'intense activité biologique le dégagement du CO_2 présente des baisses importantes qui coïncident avec des faibles taux d'humidité du sol correspondant à des valeurs de pF égales ou supérieures à 4,2.

TABLEAU IV

Valeurs annuelles du dégagement de CO_2 du sol

VÉGÉTATION	1970		1971	
	CO_2 t/ha/an	C t/ha/an	CO_2 t/ha/an	C t/ha/an
Quercus ilex....................	3,4	0,92	4,7	1,28
Brachypodium ramosum..........	1,2	0,32	1,8	0,49

Afin de mieux comparer les deux écosystèmes nous avons estimé le dégagement annuel du CO_2 en planimétrant les courbes de la figure 1 C. Les résultats sont consignés dans le tableau n° IV.

On constate que le dégagement de CO_2 du sol sous chêne vert est largement supérieur à celui du sol sous brachypode rameux et ceci à n'importe quelle période de l'année.

Rôle du pédoclimat.

Cette supériorité du chêne vert est due tout d'abord aux conditions microclimatiques particulières. L'effet du couvert est surtout sensible sur l'humidité des sols. On peut remarquer en effet que le sol sous brachypode rameux se dessèche plus rapidement et plus fréquemment que le sol sous taillis. Ceci peut expliquer que les différences entre les valeurs de CO_2 obtenues pour ces deux formations sont plus grandes en saison chaude et sèche qu'en saison froide et humide.

Par contre, la température du sol est presque toute l'année supérieure sous la pelouse, sauf en hiver où nous trouvons des températures très proches pour toute la station (Fig. 1 A, tabl. III) mais les écarts y sont plus importants que sous les taillis de chêne vert. La disposition particulière des cylindres adoptée pour la strate arbustive met bien en évidence l'influence très nette de la température du sol sur les activités biologiques. Les quantités de CO_2 dégagé sont en effet supérieures dans la zone de prélèvement située en face sud, c'est-à-dire en un endroit où la température du sol est elle aussi supérieure. Nous n'insisterons pas davantage sur le fait bien connu de l'effet primordial de la température sur le dégagement de CO_2 que nous avons déjà démontré dans un travail antérieur (BILLÈS et al., 1971).

D'après cette constatation nous devrions donc obtenir sous pelouse, à certaines époques, une respiration supérieure que sous chêne vert puisque le pédoclimat y semble plus favorable, sauf en été lorsque le sol se dessèche. Puisque ce n'est pas le cas, on peut penser que le facteur qui a une responsabilité plus grande dans la différenciation des activités biologiques de ces sols est la quantité et la qualité de la matière organique.

Rôle de la matière organique du sol.

Le sol sous chêne vert est légèrement plus riche en matière organique (Tabl. II). Pour cette formation végétale, l'apport principal de carbone au sol est dû à la chute des feuilles. Le dégagement de CO_2 qui est essentiellement fourni par la minéralisation de ce carbone doit donc être lié à la quantité de litière reçue. En effet, si l'on se reporte à des résultats déjà publiés (BILLÈS et al., 1971), l'on constate que nous avions obtenu sous deux forêts de chêne vert adultes des valeurs de respiration du sol 5 à 6 fois supérieures à celles précipitées. Pourtant les teneurs en matière organique des sols couverts par ces formations sont identiques.

Cette discordance entre les valeurs de dégagement du CO_2 et les quantités de matière organique constituant la réserve carbonée du sol suppose donc que la respiration est liée à la présence d'une matière organique plus facilement biodégradable dont la quantité est proportionnelle à l'importance de la chute des litières. C'est ainsi que la courbe de dégagement du CO_2 du sol sous les taillis de chêne vert présente une augmentation en avril et mai qui coïncide avec le maximum de chute des feuilles.

Si nous comparons le dégagement de CO_2 des cylindres avec et sans litière (Tabl. V) nous constatons que les valeurs sur sol avec litière sont supérieures

à celles sur sol nu. Les différences les plus nettes et les plus importantes se situent d'une part au mois de mai, d'autre part fin septembre. La respiration de ces sols, tout en dépendant pour sa plus grande part de la biodégradation de la matière organique (native) du sol, rythmée au cours de l'année par l'évolution du pédoclimat, est tributaire de la matière organique (fraîche) apportée par la litière. Cet effet-litière est particulièrement sensible à deux époques de l'année : au moment du maximum de chute des feuilles (avril, mai), et à la fin de la période sèche (septembre). Cette dernière correspond aux pluies du début de l'automne, qui en lessivant la litière amènent au sol les substrats carbonés, facilement biodégradables, stockés en surface durant la sécheresse.

TABLEAU V

Comparaison du dégagement de CO_2 des sols avec leur litière et des sols débarassés de leur litière. Les résultats sont exprimés en mg de $CO_2/m^2/heure$

Prélèvement du	Sol avec litière	Sol sans litière	Différence
18/3/71	105	103	+2
31/3	150	134	+16
15/4	262	239	+23
29/4	290	253	+37
5/5	180	155	+25
13/5	308	318	—10
28/5	424	283	+141
10/6	400	384	+16
30/6	127	159	—32
3/8	182	150	+32
26/8	140	137	+3
23/9	639	520	+119
8/10	614	555	+59
19/10	401	342	+59
13/11	141	126	+15

Dans le cas de la pelouse à brachypode rameux, la comparaison des cylindres avec et sans brachypode permet d'observer l'importance de l'effet de la plante sur la respiration du sol. Le sol couvert de brachypode dégage une plus grande quantité de CO_2 pendant les périodes où la plante possède toutes ses facultés de photosynthèse. Ainsi, lorsque l'humidité est proche du point de fanaison en été ou lorsque les températures sont très basses en hiver ce qui réduit et arrête l'activité de la graminée, nous observons des dégagements identiques dans les divers cylindres. Une partie du CO_2 dégagé par le sol est donc liée à la présence de la plante qui intervient directement par la respiration de ses racines, et indirectement par la fourniture au sol d'éléments carbonés : litière, exsudation racinaire et racines mortes. Il ne nous est pas possible de connaître l'importance de l'une ou l'autre de ces deux actions, nous pouvons seulement estimer grossièrement la part de l'effet global de la plante. Si nous considérons la respiration du sol nu comme étant seulement

d'origine microbienne nous pouvons soustraire ces valeurs de celles obtenues pour le sol avec brachypode et avoir ainsi une indication sur la respiration induite par la présence de la plante. Pour bien apprécier cette différence il est nécessaire de s'interroger sur l'origine du substrat carboné minéralisé dans ces sols. Pour le sol nu, le carbone est issu de la matière organique native du sol ainsi que des racines mortes sectionnées lors de la mise en place des cylindres et présentes dans le sol.

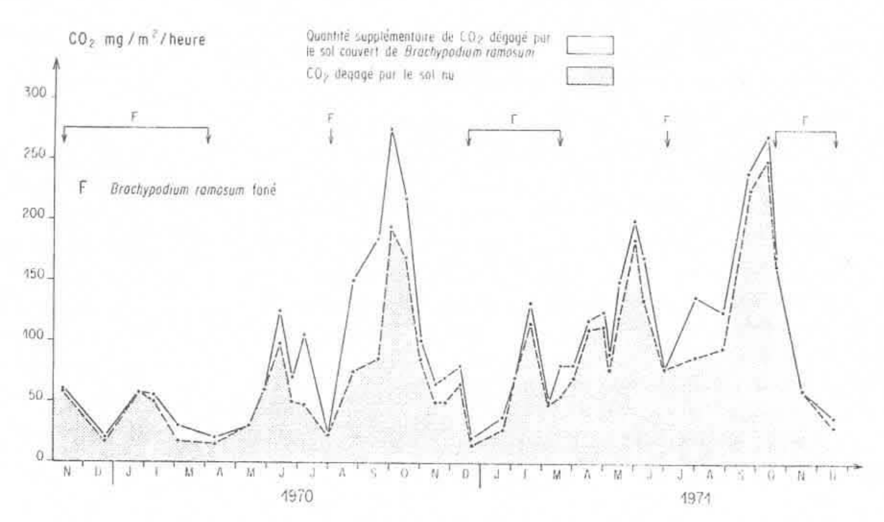


FIG. 2. — Comparaison de la respiration d'un sol rouge méditerranéen sous *Brachypodium ramosum* et sans végétation.

Dans le sol recouvert de brachypode, le substrat carboné provient en plus de la litière de la plante, des exsudats racinaires et du renouvellement des racines.

Ainsi, si l'on compare les chiffres obtenus au cours des périodes où la plante est verte, c'est-à-dire où son effet est le plus net, on s'aperçoit que le pourcentage de la respiration totale du sol qui peut lui être attribué peut aller jusqu'à 59 % (ex. fin août 1970, fig. n° 2). Les taux les plus élevés correspondent aux époques de fort ensoleillement lorsque le sol est suffisamment humide. Par contre, durant les périodes où les plantes sont fanées les quantités de CO_2 mesurées dans les différents cylindres sont similaires. Si la respiration racinaire et l'exsudation sont réduites à ce moment-là, par contre l'apport de substrat au sol par les feuilles desséchées et par les racines mortes devrait permettre une respiration du sol avec brachypode encore supérieure à celle du sol nu. Ce n'est pas le cas. On peut tout d'abord penser que la faible activité de la microflore inhibée par les basses températures ou les faibles humidités, donne des valeurs trop faibles pour qu'on puisse avoir des différences significatives. Ceci est possible en hiver, mais en été la respiration, quoique présentant des baisses importantes, atteint des valeurs compatibles avec les limites de sensibilité de la technique de dosage.

On peut donc envisager que l'effet de la plante sur la respiration du sol est surtout le fait de la respiration racinaire et de l'exsudation et non celui de la matière organique provenant des feuilles et des racines.

B. Respiration endogène in vitro.

1) Protocole expérimental.

Nous utilisons pour la mesure de la respiration endogène les techniques d'incubation et de dosage décrites par Dommergues (1968) et utilisées par nous-même lors de travaux précédents (Billès, Lossaint, Cortez, 1971).

Les sols sont échantillonnés mensuellement dans des zones situées à proximité des cylindres utilisés pour les mesures du dégagement de CO_2. Dans ces zones de prélèvement, le sol a été précédemment tamisé à 4 mm puis remis en place, enfermé dans des sac en tulle de nylon.

Les échantillons sont incubés en double, pendant une semaine, à 28° C et à l'humidité actuelle. Cette modification apportée au protocole expérimental utilisé précédemment n'intervient que pour une période et un nombre d'échantillons restreints. En effet, sur les 21 échantillons prélevés, 14 présentaient une humidité au champ supérieure ou égale à 80 % de l'humidité équivalente (Fig. 3 B) qui correspond aux conditions habituelles d'incubation. 7 prélèvements étaient à une humidité inférieure à la capacité au champ. Ils correspondent à la période la plus sèche de l'année qui s'étale du mois de juin au mois de septembre.

2) Intensité et variations de la respiration.

Les résultats représentés sur la figure 3 A sont les moyennes arithmétiques de 4 incubations en double pour le sol de la pelouse et de 2 incubations en double pour le sol des taillis de chêne vert. La variabilité spatiale de ces mesures est comprise entre 10 % et 20 %. Les valeurs sont exprimées en quantité de carbone du CO_2 dégagé par rapport au carbone total des sols (coefficient de minéralisation du carbone).

Les deux courbes obtenues présentent un bon parallélisme. Le sol des taillis a une respiration endogène supérieure à celle du sol sous pelouse, les écarts sont parfois importants.

Les taux sont compris entre 0,1 % et 0,9 % pour le chêne vert et entre 0,1 % et 0,55 % pour le brachypode rameux, ce qui correspond à une minéralisation faible de la matière organique carbonée du sol si l'on compare ces chiffres à ceux obtenus par d'autres auteurs (Dommergues, 1968 ; Bardin, 1970 ; Billès et al., 1971).

Influence du passé pédoclimatique.

Les variations de cette respiration présentent un cycle identique sur les deux années d'observations. Les maximums sont situés au début du printemps et à la fin de l'été ; les minimums correspondent au mois le plus froid et au mois où le sol est le plus desséché : juillet 1970 et septembre 1971.

Pour les prélèvements effectués au mois de juillet 1970 et au mois de septembre 1971, l'humidité d'une partie des échantillons a été réajustée. Les

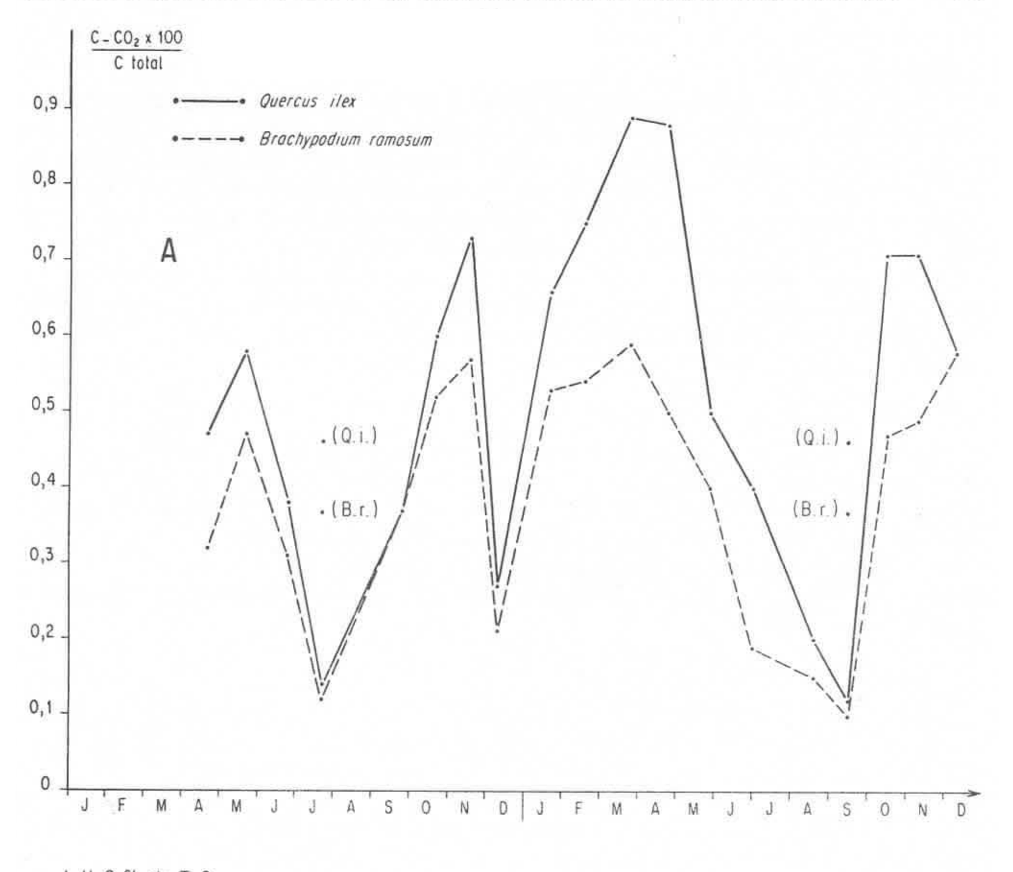




FIG. 3. — A) Respiration endogène durant une semaine d'incubation à 28° C et à l'humidité du prélèvement. Les résultats sont exprimés en coefficient de minéralisation du carbone. (Q.i.) et (B.r.) indiquent les résultats obtenus avec des échantillons réhumidifiés à 80 % de l'humidité équivalente.
— B) Humidité des échantillons incubés *in vitro*.

valeurs obtenues sont supérieures à celles des sols incubés à leur humidité actuelle (Fig. 3 A).

Ces quelques remarques montrent que la potentialité de la microflore à minéraliser la matière organique du sol dépend en grande partie des conditions pédoclimatiques existant *in situ*. C'est ainsi que les faibles humidités de l'été ont une action inhibitrice sur les microorganismes du sol. Cette inhibition est facilement et rapidement levée dès qu'on les réhumidifie. Ceci explique les brusques remontées de la respiration *in situ* après une pluie. Le minimum de minéralisation que nous observons au mois de décembre 1970 n'est pas dû uniquement aux basses températures qui règnent à ce moment-là *in situ*, car cette faible activité devrait aussi se maintenir au cours des mois de janvier et février, comme c'est le cas *in situ* (Fig. 1 C).

Influence de la microflore.

La population microbienne responsable de la biodégradation des substrats carbonés et, en particulier, les bactéries cellulolytiques sont bien représentées dans les sols des deux formations végétales étudiées. Seuls les amylolytiques sont plus nombreux sous chêne vert ; leur nombre et sûrement en rapport avec la présence d'une plus grande quantité d'amidon provenant des glands du chêne, ce qui est confirmé par une activité amylasique plus forte (CORTEZ et al., 1975).

Rôle de la matière organique.

Si le comportement de cette microflore vis-à-vis du pédoclimat est identique, il ne se traduit pas toujours par les mêmes taux de minéralisation. A certaines époques de l'année les écarts sont importants. Or, puisque la quantité de CO_2 produit au cours de l'épreuve d'incubation est exprimée par rapport à la quantité de carbone présent (matière organique native) dans les sols, nous devrions obtenir pour les mêmes conditions d'incubation des coefficients de minéralisation semblables. Ce n'est pas le cas car les variations du taux de minéralisation sont le reflet fidèle des variations de la quantité de matière organique *facilement* minéralisable formant une fraction du carbone présent dans le sol.

Son abondance est assujettie directement à la végétation. Sous *chêne vert*, l'apport de substrat carboné se fait essentiellement par la chute des feuilles qui a lieu durant toute l'année avec un maximum du mois de mars au mois de mai. Celles-ci s'accumulent sur la litière formée de feuilles plus anciennes et en voie de décomposition.

La microflore trouve donc une source de matière organique toujours présente à la surface du sol.

Une partie de cette litière est incorporée par la pédofaune, l'autre partie est décomposée sur place. Le rôle de l'eau météorique consiste alors à entraîner dans le sol sous-jacent les substances énergétiques hydrosolubles provenant des feuilles en voie de décomposition et aussi du feuillage.

Dans le cas du *Brachypodium ramosum*, l'apport de matière organique s'effectue à deux niveaux du sol : en surface grâce au feuillage, en profondeur grâce à l'appareil racinaire. Lorsque la plante est verte (d'avril à décembre) les éléments carbonés fournis au sol proviennent essentiellement des exsu-

dats racinaires. Par contre, lorsque la plante est fanée en hiver, ou lorsque le sol est à une humidité trop faible, la partie aérienne jaunit et tombe à la surface du sol. Dans les deux cas viennent s'ajouter les racines mortes.

Ces différences entre les deux formations végétales expliquent en partie les variations des écarts des taux de minéralisation du carbone.

Ainsi, au printemps, l'importante chute des feuilles sous *Quercus ilex* apporte au sol une quantité de substrat biodégradable plus importante que sous *Brachypodium ramosum*. Celui-ci commençant tout juste à se développer, la microflore doit se contenter de la matière organique issue des feuilles et des racines mortes au cours de l'hiver. De ce fait, les écarts entre les taux de minéralisation sont importants (Fig. 3 A, avril et mai 1970 ; février, mars, avril 1971). Les écarts diminuent ensuite lorsque le brachypode peut exprimer le maximum de ses facultés de photosynthèse (Fig. 3 A, juin 1970 ; mai 1971). A la fin de l'été les pluies permettent, tout en réactivant la microflore, un réapprovisionnement du sol en éléments facilement biodégradables. Mais celui-ci est différent selon la formation à laquelle on s'adresse.

Sous les taillis, le lessivage amène immédiatement au sol les produits de minéralisation formés durant l'été et stockés dans la litière. De plus, les décomposeurs de la litière acquièrent rapidement leur vitalité.

Sous la pelouse, le même phénomène a lieu et agit sur les feuilles et les racines mortes lors du flétrissement estival. En même temps, la plante recouvre, plus rapidement qu'au printemps, ses fonctions de photosynthèse et peut fournir, grâce à ses exsudats racinaires, un supplément de substrats à la microflore. Cet apport est plus durable que celui de la litière de chêne qui est surtout formé de feuilles déjà en voie de décomposition, c'est-à-dire d'un matériel végétal de plus en plus difficile à décomposer, ce qui n'est pas le cas au printemps lorsque la litière reçoit le maximum de chute des feuilles fraîches.

Ainsi, les écarts entre les deux formations sont moins grands et au début de l'hiver ils tendent à s'annuler (Fig. 3 A, octobre, novembre, décembre 1970 et 1971).

CONCLUSION

Les observations *in situ* et *in vitro* permettent de conclure que le sol sous taillis de *Quercus ilex* présente une activité globale plus importante que le sol sous la pelouse à *Brachypodium ramosum*. Le pédoclimat, différent sous chaque formation végétale étudiée, est plus favorable à l'activité de la microflore dans le sol des taillis. Sous ces derniers, le sol est surtout mieux protégé contre la dessication. Ce facteur limitant joue un rôle très net au niveau de la pelouse puisqu'il peut inhiber aussi bien la vie bactérienne que celle des végétaux supérieurs.

En dehors de cet effet de la végétation à travers le pédoclimat, le comportement de la microflore est régi par l'apport au sol de la matière organique fraîche.

Ces apports diffèrent aussi bien quantitativement que qualitativement et, de plus, ils se situent à des moments et à des niveaux différents.

La litière du chêne vert est en permanence sur le sol, elle est formée d'une matière organique à différents stades de décomposition. Elle est donc pour la microflore une source permanente de substrat avec une période privilégiée au printemps lors du maximum de chute des feuilles.

Dans le cas du brachypode rameux, l'apport s'effectue à la surface (feuilles) et à l'intérieur du sol (racines et exsudats racinaires).

Si le feuillage du brachypode se renouvelle continuellement, les apports les plus importants correspondent à la fanaison de la plante qui a lieu soit en hiver lorsque les températures sont trop basses, soit en été lorsque le sol atteint le point de flétrissement.

L'appareil racinaire est lui aussi renouvelé tout au long de l'année. Mais en particulier dans le cas de la litière, il n'existe pas d'accumulation à la surface du sol, les feuilles sont rapidement décomposées. A l'inverse du chêne vert, l'effet de la litière n'est pas permanent mais intermittent.

Il en est de même pour les exsudats racinaires qui sont tributaires de la photosynthèse donc d'un feuillage vert et d'un bon ensoleillement. Les périodes les plus favorables se situent au printemps et en automne.

En résumé, le type de végétation détermine l'activité de la microflore des sols sous-jacents par l'intermédiaire de la matière organique fraîche fournie. La formation ligneuse, grâce à la présence permanente d'une litière importante, permet une activité globale de la microflore supérieure à celle de la microflore sous la formation herbacée. Celle-ci apporte au sol des substrats différents selon qu'ils proviennent des feuilles mortes ou des exsudats racinaires. De plus, ces apports ne sont pas cumulatifs car ils se succèdent dans le temps et sont rapidement consommés.

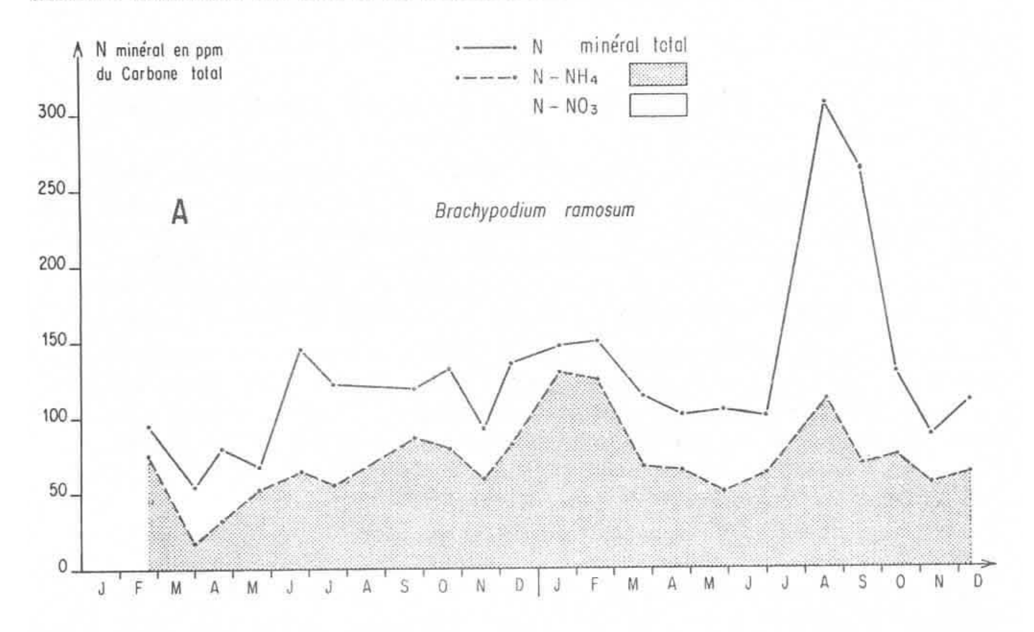
MINÉRALISATION DE L'AZOTE

A. Mesures in situ.

1) Protocole expérimental.

Les échantillons de sol sont prélevés mensuellement dans les placeaux présélectionnés (chapitre A). Nous rappelons que trois d'entre eux sont situés dans la pelouse et deux autres sous les taillis de chêne vert. Pour chaque prélèvement, on effectue en double une extraction au K_2SO_4 (solution à 35 g par litre) et à l'eau, puis on dose colorimétriquement $N\text{-}NH_4$ et $N\text{-}NO_3$ respectivement selon les techniques de Roskam (1963) et Jackson (1958).

Les valeurs représentées sur les figures 4 A et 4 B sont donc les moyennes arithmétiques de 4 dosages en double pour le sol de la pelouse et de 2 dosages en double pour le sol des taillis. Elles sont exprimées en p.p.m. d'azote par rapport au carbone total du sol. Les coefficients de variation pour chaque série de prélèvements nous donnent la variabilité entre les différents placeaux ; les valeurs sont comprises entre 4,4 % et 36 %.



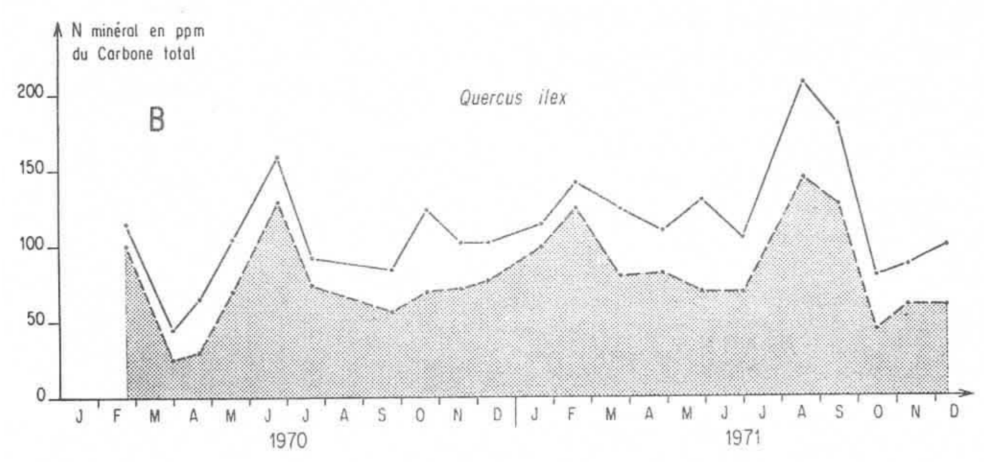


FIG. 4. — Variations saisonnières de la *teneur en azote minéral* d'un sol rouge méditerranéen sous *Brachypodium ramosum* (A) et sous *Q. ilex* (B).

2) RÉSULTATS (Fig. 4 A et 4 B).

Les observations effectuées sur une période de deux ans montrent des taux d'azote minéral total assez proches pour les sols des deux formations. Ils se situent entre 45 et 200 p.p.m. du C total pour le *Quercus ilex* et entre 50 et 300 p.p.m. pour le *Brachypodium ramosum* ; leur valeur moyenne oscille tout au long de l'année entre 100 et 150 p.p.m.

Les courbes sont d'allure assez régulière : il n'apparaît aucune évolution cyclique annuelle ; seules deux périodes sont nettement marquées pour les

deux sols : le minimum hivernal en mars 1970 (Fig. 4 A et 4 B) et le maximum estival d'août 1971.

Si l'on examine par contre les taux des deux formes d'azote composant l'azote minéral total, ils suivent un cycle saisonnier.

Ainsi, les fluctuations de l'azote ammoniacal se décomposent en deux minimums : au printemps et à l'automne, et en deux maximums : en hiver et en été. Les baisses de N-NH_4 sont dues à sa consommation par la végétation et la microflore et à sa transformation en nitrate. Par contre, l'accumulation correspond à l'arrêt presque total d'activité des consommateurs, en particulier de la végétation desséchée durant les périodes froides ou sèches.

La proportion de nitrates par rapport à l'azote minéral total varie elle aussi selon un cycle annuel. Pour le sol sous chêne vert, les deux minimums observés en hiver et en été sont dus à l'effet inhibiteur du pédoclimat par ses basses températures ou par la forte dessication ; les deux maximums du printemps et de l'automne correspondent à l'effet de la végétation (chute de litières) qui se conjugue avec l'amélioration du pédoclimat.

Le taux des nitrates dans le sol de la pelouse est beaucoup plus tributaire de la végétation. En effet, si le minimum hivernal est maintenu, l'on peut remarquer une augmentation de la nitrification en période sèche et une diminution au printemps et à la fin de l'été qui doit correspondre à la reprise d'activité de la végétation et de la microflore.

L'effet favorable des graminées sur la nitrification et sur la minéralisation totale par rapport au chêne vert est presque toujours vérifiée au cours de l'année et plus particulièrement en été.

Si les ammonificateurs sont en nombre identique dans les deux sols, le nombre des bactéries responsables de la nitrification est bien plus important dans le sol de la pelouse, ce qui est en accord avec les taux de nitrification plus élevés (Tabl. II, fig. 5).

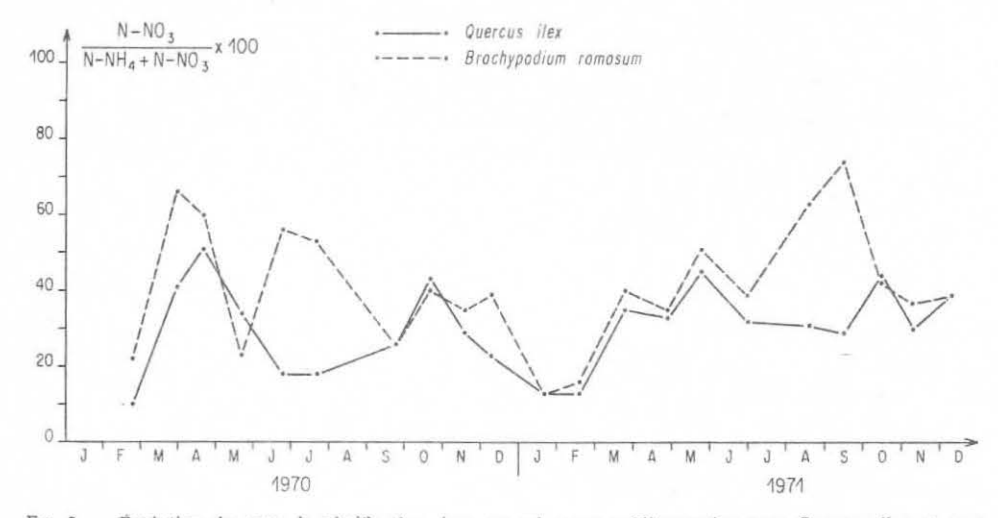


Fig. 5. — Évolution du taux de nitrification dans un sol rouge méditerranéen sous *Quercus ilex* et sous *Brachypodium ramosum*, *in situ*.

Mais peut-on attribuer cette minéralisation plus importante à la présence de la plante, c'est-à-dire à son effet rhizosphère ? Il est difficile de le concevoir pour la nitrification, puisque la présence de racines crée un microhabitat beaucoup plus favorable à la dénitrification qu'à la nitrification. Cette action stimulante de la graminée sur les processus de minéralisation de l'azote n'est importante que dans le contexte de la station. Si l'on compare les quantités d'azote minéral avec celles du sol d'une forêt de *Quercus ilex* distante de quelques kilomètres, l'on constate que la minéralisation est faible. En définitive on n'est peut-être pas en présence d'une activation de la minéralisation due à la présence de la pelouse, mais plutôt d'une déficience de la minéralisation dans le sol des taillis. Ce phénomène n'est pas inhérent aux seuls taillis de la Gardiole puisque nous avons trouvé des taux de minéralisation identiques dans une autre forêt de *Quercus ilex* des environs de Montpellier implantée sur le même type de sol (BILLÈS, LOSSAINT, CORTEZ, 1971).

Quelle peut en être la cause ? Soit la composition du sol, soit des inhibitions dues à la végétation ou à des groupes de microorganismes. La comparaison des sols des différents écosystèmes de chêne vert étudiés dans la région de Montpellier montre que la rendzine forestière est plus propice aux minéralisateurs d'azote que les sols rouges méditerranéens brunifiés, du fait de la présence dans ce sol de calcaire actif et de quantités plus importantes de phosphore assimilable ; de plus, le micro-climat de cette station est plus favorable.

Si le rol rouge méditerranéen est peu propice à la minéralisation de l'azote, on doit admettre que le *Quercus ilex* ne fait qu'accentuer ce caractère, puisque le même sol sous *Brachypodium ramosum* présente une plus grande richesse en azote minéral.

La litière peut être la source de produits inhibiteurs pour les bactéries et plus particulièrement pour les nitrificateurs (KRASILNIKOF, 1958). On peut supposer que si la litière des rendzines forestières formée des mêmes composants que celle du sol rouge n'a pas la même action, c'est peut-être dû à la présence de microorganismes capables de biodégrader les toxines.

La microflore, quoique plus riche dans le sol de rendzine, est bien représentée dans le sol rouge. Une différence apparaît toutefois ; le sol rouge sous *Quercus ilex* présente une forte densité de mycéliums capable de blanchir le profil sur 10 cm. Est-ce qu'ils sont responsables de la réduction de la minéralisation de l'azote, ou plus simplement sont-ils moins sensibles aux éléments inhibiteurs ? Ce qui leur permet, faute d'une compétition très vive, d'atteindre un fort développement.

B. Mesures in vitro.

1) PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL.

Les conditions d'incubation, température et humidité du sol, sont les mêmes que celles définies pour l'étude de la minéralisation du carbone *in vitro*. Au bout d'une semaine on effectue sur les échantillons incubés les mêmes extractions et les mêmes dosages des deux formes d'azote minéral que pour les échantillons prélevés *in situ*.

Les résultats, exprimés en p.p.m. d'azote minéral par rapport au carbone total sont représentés sur les figures 7 A et B. Les graphiques sont construits à partir des données obtenues *in situ* et *in vitro*, ce qui nous permet de montrer les gains ou les pertes d'azote minéral au cours de l'épreuve d'incubation.

2) Résultats (Fig. 6 et 7).

La production d'azote minéral est plus importante dans le sol de la pelouse et la proportion de nitrates y est plus élevée. Cette différence est comparable à celle que nous avons observée *in situ*. Mais *in vitro*, le sol des taillis présente, lors de certains prélèvements, des déficits pouvant atteindre 50 p.p.m. Ces faibles minéralisations se situent pour les deux formations au début et à la fin de l'été. Les maximums eux sont localisés en hiver jusqu'au début du printemps et en été lorsque les échantillons sont réhumidifiés avant l'incubation.

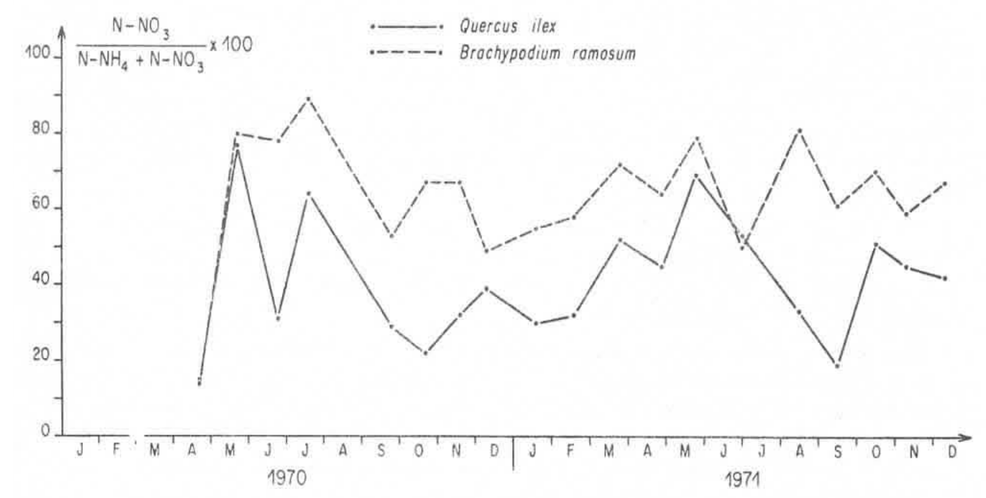


Fig. 6. — Évolution du taux de nitrification dans un sol rouge méditerranéen sous *Quercus ilex* et sous *Brachypodium ramosum*, *in vitro*.

Il apparaît donc que la microflore du sol de la pelouse minéralise et nitrifie mieux l'azote organique que celle des taillis.

3) Discussion.

Les quantités d'azote minéralisé *in vitro* sont le bilan entre la production et la consommation d'azote minéral. C'est-à-dire le résultat de la compétition entre les microorganismes décomposeurs et consommateurs. Les fluctuations observées sont alors le reflet de la vitalité de l'un ou l'autre de ces groupes bactériens. Celle-ci est elle-même sous l'influence des conditions pédoclimatiques qui régnaient *in situ* et de la matière organique facilement minéralisable présente dans le sol.

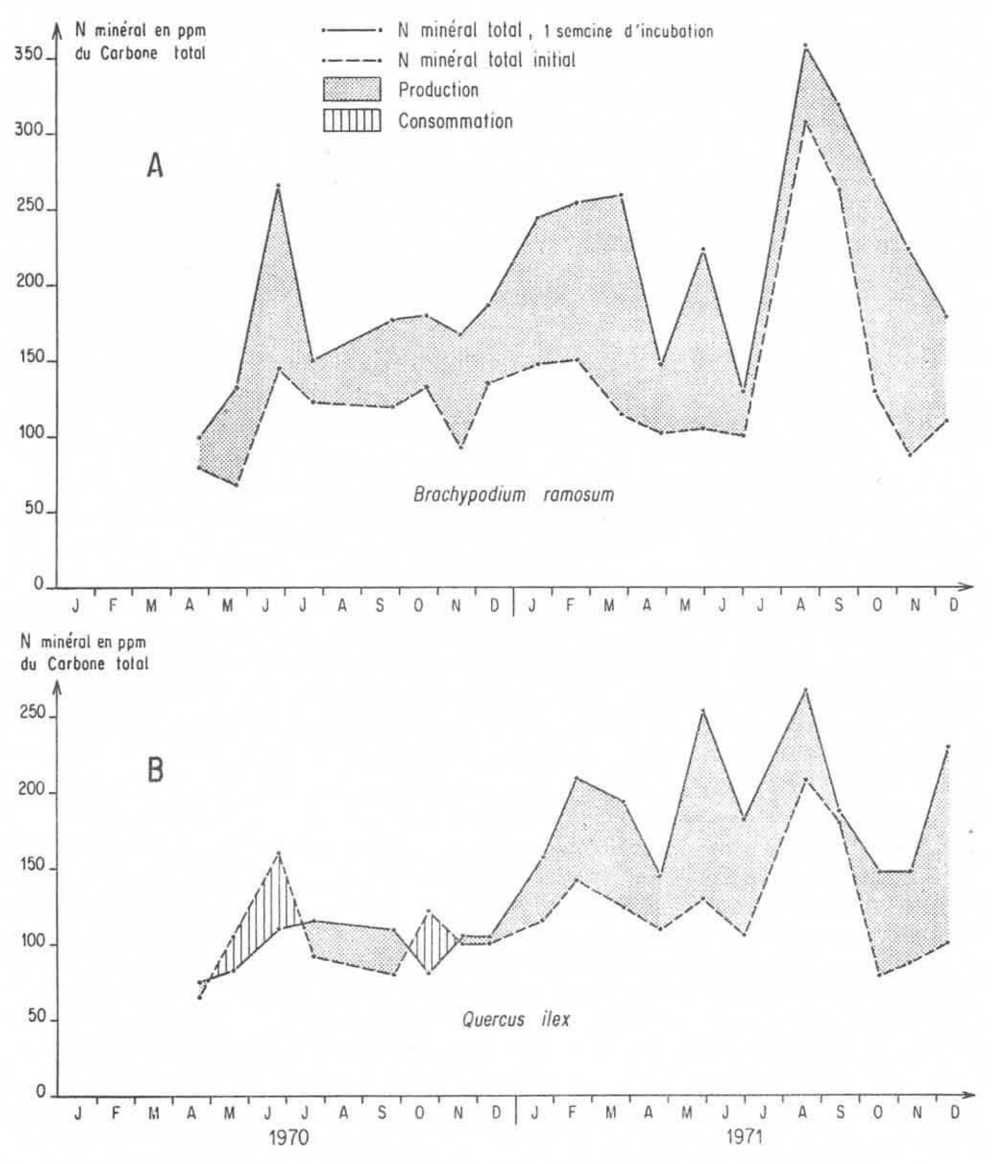


FIG. 7. — Azote minéralisé dans un sol rouge méditerranéen incubé durant une semaine à 28° C et à l'humidité du prélèvement. Couvert végétal : *Brachypodium ramosum* (A), *Q. ilex* (B).

Le passé pédoclimatique détermine le temps nécessaire à la microflore pour atteindre son plein développement induit par les conditions favorables de l'incubation.

Mais le handicap qu'a la microflore lors de certains prélèvements (en hiver et en été) est vite surmonté. Si les échantillons prélevés lors de la période sèche sont incubés à l'humidité actuelle, l'effet inhibiteur de la dessi-

cation est maintenu. Par contre, si ces mêmes échantillons sont réhumidifiés, ils présentent par rapport aux précédents un taux de minéralisation très supérieur et cela en une semaine.

L'influence de la matière organique facilement minéralisable est à notre avis plus importante que celle du pédoclimat. Dans cette matière organique entrent en jeu le carbone et l'azote organique. Le premier en permettant l'activité et la prolifération de la microflore provoque la consommation plus ou moins importante d'azote minéral nécessaire aux synthèses protéiques. Si la minéralisation de l'azote organique est suffisante pour répondre aux besoins, le taux d'azote minéral reste stable ou augmente ; par contre, si elle n'est pas suffisante, la baisse indique une réorganisation de l'azote par les bactéries.

En définitive, c'est le rapport carbone sur azote de la matière organique présente dans les échantillons qui détermine non pas la potentialité de la microflore à minéraliser cet azote, mais la compétition qui se fait autour de l'azote minéral produit.

En fonction de ces quelques données générales, comment l'influence du type de végétation se traduit-ils au niveau des quantités d'azote minéralisé au cours de l'année ?

Durant la période s'étendant du mois de décembre au mois d'avril, la minéralisation est importante. La microflore activée par les conditions d'incubation se trouve en présence d'une matière organique déjà en voie de décomposition, donc à C/N faible. Ces substrats sont caractérisés par l'absence d'éléments hydrosolubles hautement énergétiques, déjà consommés ou lessivés. Le carbone et l'azote subissent une minéralisation équilibrée qui permet un développement graduel de la microflore.

Aux mois d'avril et mai, la végétation fournit au sol un apport important de matière organique fraîche, surtout sous le chêne vert par la chute de sa litière. Mais le brachypode rameux, commençant seulement à pousser, ne peut, n'ayant pas acquis la totalité de ses facultés photosynthétiques, amener une masse de substrat aussi élevée. Ainsi, on observe une nette différence de la minéralisation de l'azote dans les sols des deux formations. Si elle présente dans les deux cas une baisse par rapport à la période précédente, elle peut aboutir à un déficit sous le chêne vert. En effet, la présence dans ce sol d'une grande quantité de carbone facilement minéralisable, provenant des feuilles fraîchement tombées, conduit à une réorganisation de l'azote minéral.

Il faut attendre les mois suivants pour que le taux d'azote minéral augmente jusqu'au maximum estival. La microflore ayant alors épuisé le stock de substrat énergétique présente une minéralisation équilibrée des composés carbonés et azotés inclus précédemment dans le sol. En effet, durant cette période sèche celui-ci n'est pas approvisionné, surtout sous les chênes verts, en éléments facilement minéralisables qui, par l'absence de lessivage, restent dans la litière. Le sol de la pelouse par contre continue d'être approvisionné par les racines mortes et les exsudations, mêmes réduites, des racines vivantes. Aussi présente-t-il des taux de minéralisation plus élevés.

En automne les pluies ont un rôle activateur déjà décrit aux chapitres précédents, il se traduit par une augmentation de l'activité globale (dégagement du CO_2) permise par un apport massif et une meilleure répartition des

substrats carbonés énergétiques. Cette activation a pour effet une baisse de l'azote minéral qui peut aboutir sous les taillis à un déficit causé par une trop forte réorganisation (octobre 1970).

CONCLUSION

Il apparaît une nette différence des quantités d'azote minéralisé dans les deux sols étudiés.

Si le nombre des nitrificateurs est plus important dans le sol de la pelouse, les ammonificateurs sont également représentés sous les deux formations végétales.

Le sol rouge méditerranéen est de façon générale un milieu peu favorable à la minéralisation de l'azote, mais la présence de l'une ou l'autre des formations végétales peut augmenter ou diminuer ce caractère.

Le *Quercus ilex* apporte une grande masse de matériel végétal qui est une source de substrat énergétique. Mais la minéralisation du carbone organique apparemment plus intense et plus facile que la minéralisation de l'azote organique crée un déséquilibre entre la production et la consommation de l'azote minéral. La réorganisation de l'azote minéral au niveau de la microflore est importante.

Le *Brachypodium ramosum* fournit au sol une quantité de matière organique plus faible que pour la formation précédente, mais cette matière organique doit, surtout lorsqu'elle est issue des exsudats, être plus facilement minéralisable. De plus, l'effet de la rhizosphère est plus stimulant pour les nitrificateurs que l'effet litière. Le bilan entre la minéralisation de l'azote et sa consommation est toujours positif.

Résumé

Les auteurs ont comparé, pendant deux ans, l'activité respiratoire et la minéralisation de l'azote d'un sol rouge méditerranéen sous deux formations végétales différentes (taillis de *Quercus ilex*, pelouse à *Brachypodium ramosum*).

L'étude a été effectuée à deux niveaux : *in situ* et *in vitro*. Le type de végétation influe sur l'activité de la microflore par l'intermédiaire du pédo-climat qu'elle détermine et de la manière organique qu'elle fournit au sol.

L'*effet litière* sous taillis se traduit *in situ* et *in vitro* par une forte minéralisation du carbone et par un déséquilibre de la minéralisation de l'azote surtout au niveau de la nitrification. L'*effet rhizosphère* sous pelouse entraîne *in situ* et *in vitro* une minéralisation du carbone plus faible que dans le cas précédent, mais par contre, la minéralisation de l'azote est plus élevée et la nitrification présente des taux plus importants.

SUMMARY

The authors have studied during two years the respiratory activity and the nitrogen mineralization under two different plant formations : an evergreen oak woodland *(Quercus ilex)* and a *Brachypodium ramosum* grassland, both located on a red mediterranean soil. The study was done under field and in laboratory conditions.

The type of vegetation affects the activity of the microflora in two ways: through the pedoclimate that it determines and through the organic matter that it supplies to the soil.

The « *litter effect* » in the woodland stand asserts itself by strong carbon mineralization and by the lack of balance of the nitrogen mineralization mainly at the nitrification level. The « *rhizosphere effect* » under grassalnd shows *in situ* and *in vitro* a weaker carbon mineralization than in the precedent case, but, on the other hand the nitrogen mineralization is stronger and the nitrification is more important.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON (J. M.), 1973. — Carbon dioxyde evolution from two temperated deciduous woodland soil. *Journ. Appl. Ecol.*, **10** (2): 361-378.

BARDIN (R.), 1970. — Contribution à l'étude de l'activité biologique des sols de Haute Durance. Thèse Faculté des Sciences de Lyon, n° C.N.R.S. A O 5161.

BERNIER (B.), 1960. — Observations sur le métabolisme respiratoire de quelques humus forestiers. Université Laval, *Contrib. n° 5*, Québec.

BILLÈS (G.), 1971. — Améliorations techniques de la méthode de Koepf pour la mesure du dégagement du CO_2 des sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **8** (2): 235-241.

BILLÈS (G.), CORTEZ (J.) et LOSSAINT (P.), 1971, a. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. I. Minéralisation du carbone. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **8** (2): 375-395.

BILLÈS (G.), LOSSAINT (P.) et CORTEZ (J.), 1971, b. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. II. Minéralisation de l'azote. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **8** (4): 533-552.

BIRCH (N. F.), 1959. — Further observation on humus decomposition and nitrification. *Plant and Soil*, **11** (3): 262-286.

BOTTNER (P.), 1970. — La matière organique des principaux types de sols sous l'étage bioclimatique du chêne vert dans le Midi de la France. *Science du Sol*, **1**: 3-18.

CALLEJA (M.), 1968. — Étude des activités biologiques du sol de trois groupements végétaux de la série du chêne vert. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **5** (3): 427-445.

CALLEJA (M.), 1969. — Étude des activités biologiques du sol de trois groupements végétaux de la série du chêne vert : le *Quercetum illicis*, le *Cocciferetum*, le *Brachypodium ramosi*. Dynamique de la réorganisation de l'azote ; rôle du carbone organique énergétique. *Rev. Écol. Biol. Sol.* **6** (4): 395-413.

CRAPO (N. L.) et COLEMAN (D. C.), 1972. — Root distribution and respiration in a Carolina old field. *Oïkos*, **23**: 137-139.

DOMMERGUES (Y.) et MANGENOT (F.), 1970. — Écologie microbienne du sol. *Masson et Cie, Ed. Paris*, 796 p.

DOMMERGUES (Y.), 1968. — Dégagement tellurique de CO_2. Mesure et signification. Rapport général. *Annales de l'Institut Pasteur*, **115**, 4: 627-656.

ELLENBERG (H.), 1964. — Stickstoff als Standortsfaktor. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **77**: 82-92.

ETTEHAD (R.), LOSSAINT (P.), RAPP (M.), 1973. — Dynamique de l'eau dans deux écosystèmes méditerranéens à chêne vert. *In* : DELAMARE-DEBOUTEVILLE, *Éd. C.N.R.S. Série des travaux de la R.C.P. 40*, **3**: 89 p.

JACKSON (M. L.), 1965. — *Soil chemical analysis.* Prentice-Hall, Inc. U.S.A., 498 p.

KORNAS (J.), 1959. — Succession régressive de la végétation des garrigues sur calcaire compact dans la montagne de la Gardiole près de Montpellier. *S.I.G.M.A.*, Montpellier, Com. n° 145.

KUCERA (C. L.), KIRKAM (D. R.), 1971. — Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri. *Ecology*, **52**, 5: 912-915.

LEMEE (G.), 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans les humus forestiers *in situ*. *Oecol. Plant.*, **2**: 285-324.

POCHON (J.), TARDIEUX (P.), 1962. — Techniques d'analyse en microbiologie du sol. *Éditions de la Tourelle, St. Mandé*, 111 p.

ROSKAM (R. Th.), LANGEN (D. de), 1964. — A simple method for the determination of ammonia in sweater. *Anal. Chim. Acta*, **30**: 56-59.

ROVIRA (A. D.), 1965. — Interactions between plant roots and soil microorganisms. *Ann. Rev. Microbiol.*, **19**: 241-266.

SCHREVEN (D. A. Van), 1965. — Quelques aspects microbiologiques du métabolisme de l'azote dans le sol. *Ann. Inst. Pasteur*, suppl. au n° 3 : 19-49.